Acta Arachnologica, 58(2): 105–110, December 31, 2009

【総説】

盗み寄生者チリイソウロウグモの宿主適応に伴う形質分化の仕組み

馬　場　友　希

農業環境技術研究所　〒305–8604 茨城県つくば市観音台 3–1–3
E-mail: ybaba@affrc.go.jp

は じ め に

寄生生活を行う生物は菌類，線虫，植食性昆虫，寄生蜂，そして托卵鳥など，様々な分類群で普遍的にみとめられ，その種数は全生物の約半数以上にものぼると推測されています（Windsor 1998）．寄生者の寄生様式は，内部寄生から外部寄生，そして労働寄生など様々なものが知られています．その中でもひときわユニークな例としてイソウロウグモ類が挙げられます．イソウロウグモ類とはヒメグモ科に属するグループで，世界で約 200 種類が知られており，名前の通り，網を張らずに他の造網性クモ類の網に侵入して生活しています．採餌行動は餌盗みをはじめとし，宿主と一緒に餌を食べたり（Whitehouse 1997），宿主の網の糸を食べたり（Tso & Severinghaus 1998, Miyashita et al. 2004），時には宿主を襲って食べるなど（Tanaka 1984），実にバラエティーに富んでいます．これらの採餌行動は種内で状況に応じて使い分けられますが，種間でそのレパートリーが異なることが知られています（Whitehouse et al. 2002）．また形態も脚が長いものから短いもの，腹部が著しく伸長したものなど種間で多様化しており，これもおそらく採餌行動に関連しているものと推測されます．宿主の網はイソウロウグモに餌や住み場所を提供しており，それを通じてイソウロウグモの様々な形質の進化に影響を及ぼしうると考えられます．そのため，宿主の網はイソウロウグモ類の採餌行動と形態の多様化に重要な役割を果たしている可能性があります．しかし，これまでのイソウロウグモに関する研究は，採餌行動に関する記載的な研究や，イソウロウグモの盗み行動が宿主に与える影響などに注目したものが多く，イソウロウグモ自体の形質分化の仕組みについては全く調べられていませんでした．こうした背景から，私はイソウロウグモ類の一種，チリイソウロウグモ（*Argyrodes kumadai*）に注目し，宿主適応の仕組みの解明に取り組んできました．本総説ではまず，宿主の形質がイソウロウグモの形質分化をどのように引き起こすのかという宿主適応の仕組みの仮説を説明し，これまで行ってきた野外調査や実験から得られた研究成果を詳しく紹介していきたいと思います．

宿主がイソウロウグモ類の採餌形質に与える影響に関する仮説

イソウロウグモ類は，宿主の網にかかる餌に依存して生活しているため，宿主のもつ採餌行動や網形質はイソウロウグモの餌獲得量に影響を及ぼす可能性があります．一般的に餌獲得量はクモの成長や繁殖など適応度に影響する重要な要素であるため，宿主の形質の違いはイソウロウグモの盗み行動やそれに関わる形質の進化に影響すると考えられます．イソウロウグモの餌獲得量は，次のようなプロセスで決定されると考えられます．イソウロウグモの餌獲得量（図 1①）は「宿主の網に捕獲される餌量」（図 1②）と，その網にかかった餌をどのくらい盗めるかという「餌盗み成功率」（図 1 矢印③）の 2 つの要素により決定されます．1 つ目の要素である「宿主の網に捕獲される餌量」は，宿主をとりまく環境中の潜在的な餌量（図 1④）と宿主の網の餌捕獲効率（図 1 矢印⑤）によって決まります．例えば，宿主の網サイズが大きいほどより多くの餌が網に捕獲され，イソウロウグモにとって利用可能な餌量も多くなると考えられます．2 つ目の要素である「餌盗み成功率」（図 1 矢印③）は，イソウロウグモが餌に気づいてから餌を盗むまでの一連の「餌盗み行動」（図 1⑥）によって決まりますが，それらの行動は宿主の採餌行動（図 1 矢印⑦）や網形質（図 1 矢印⑧）に強く制約されるはずです．例えば，宿主の網構造が複雑であれば，餌の位置を探知しにくくなりますし，宿主がイソウロウグモに対して敏感であれば，宿主に捕食されるリスクが高まり，餌盗み成功率が低くなると考えられます（e.g. Hénaut et al. 2005）．このように宿主の形質は，網にかかる餌量とイソウロウグモの餌盗み行動への影響という 2 つの要素を介してイソウロウグモ類の餌獲得量に影響すると考えられます．この影響は，イソウロウグモ類の餌盗み行動やそれに関わる形態の進化に波及すると考えられます．例えば，宿主の形質がイソウロウグモ類の餌獲得量を制約する状況下では，採餌効率を高めるように餌盗みに関わる形質に強い自然選択がかかり，その結果，宿主の形質によく適応した盗み行動や形態が進化する可能性があります．この一連の可能性を検証するためには，宿主の形質の変化に対してイソウロウグモの餌獲得量がどのように変化し，餌盗みに関わる形質がどのように進化するのかを明らかにすることが必要です．

チリイソウロウグモにおける宿主利用の地理的変異

チリイソウロウグモ（*Argyrodes kumadai*）（図 2A）は日本，台湾に分布し，スズミグモ（*Cyrtophora moluccensis*）とクサグモ（*Agelena silvatica*）という系統の異なるクモ類を宿主としています（図 2B, C）．本種は宿主適応の仕組みを調べる上で適した材料と考えられます．なぜなら本種は，地域によって異なる宿主を利用していることが観察さ
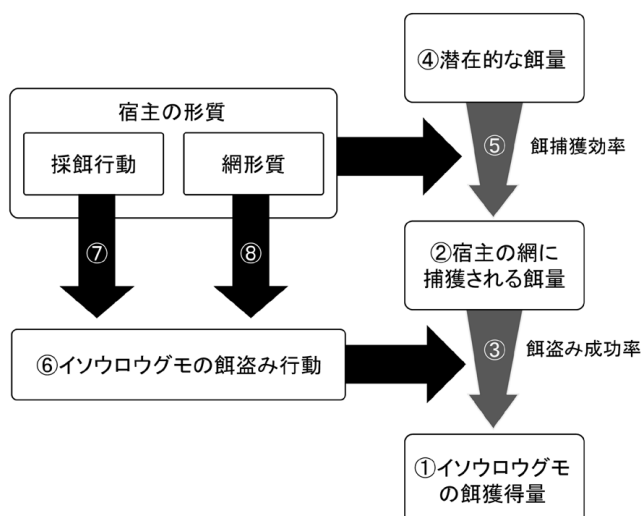
図 1 宿主の形質がイソウロウグモの餌獲得量に与える影響を表した概念図．宿主の形質は網の餌捕獲効率とイソウロウグモの餌盗み行動に影響を及ぼし，イソウロウグモの餌獲得量に影響を及ぼす．

れており（大河内 1969，新海 2007），宿主適応に伴う形質分化の可能性を検討できると考えられるからです．クサグモは温帯性のクモで日本本土に分布するのに対して，スズミグモは熱帯性のクモで南西諸島を中心に分布しています．そのため，チリイソウロウグモは本土と南西諸島で異なる宿主を利用していると考えられます．このチリイソウロウグモの宿主利用の実態を明らかにするため，私は宿主の分布境界と考えられる鹿児島県，沖縄県にて宿主密度とチリイソウロウグモの寄生率を調べてみました．その結果，スズミグモはトカラ列島以南で数多く見られるのに対して，屋久島では急激にその密度が低下し，本土ではほとんど見られなくなることが分りました（図 3a）．一方，クサグモは屋久島以北では密度が高いのですが，トカラ列島の宝島以南では全く見られず，スズミグモとは逆の地理的傾向を示しました（図 3a）．つまり，チリイソウロウグモの宿主利用はトカラ列島宝島と屋久島を境に急激に変化することが明らかになりました（図 3b, Baba & Miyashita 2005）．

クサグモとスズミグモの網形質と採餌行動の違い

宿主であるクサグモとスズミグモはどちらも立体的な網を造るクモですが，詳細な網構造は異なり（図 4），これらの違いはチリイソウロウグモの餌獲得量に違いをもたらす可能性があります．クサグモは次の二つの理由から，スズミグモに比べてチリイソウロウグモの餌獲得量を著しく制限している可能性が考えられます．その理由の一つは，クサグモはスズミグモに比べて網サイズが小さいため，網に捕獲される餌量が少ないと考えられるからです．もう一つの理由は，クサグモの網構造は，チリイソウロウグモの餌へのアクセスを困難にすると考えられるためです．スズミグモの網は隠れ家がなく，捕えた獲物を網に吊下げる習性をもつのに対して（Lubin 1980, Baba et al. 2007），クサグモは筒状の隠れ家が網内にあり，獲物をほぼ例外なく隠れ家に持ち込みます（図 4）．そのため，チリイソウロウグモはクサグモの捕獲した餌を盗みにくいと考えられます．
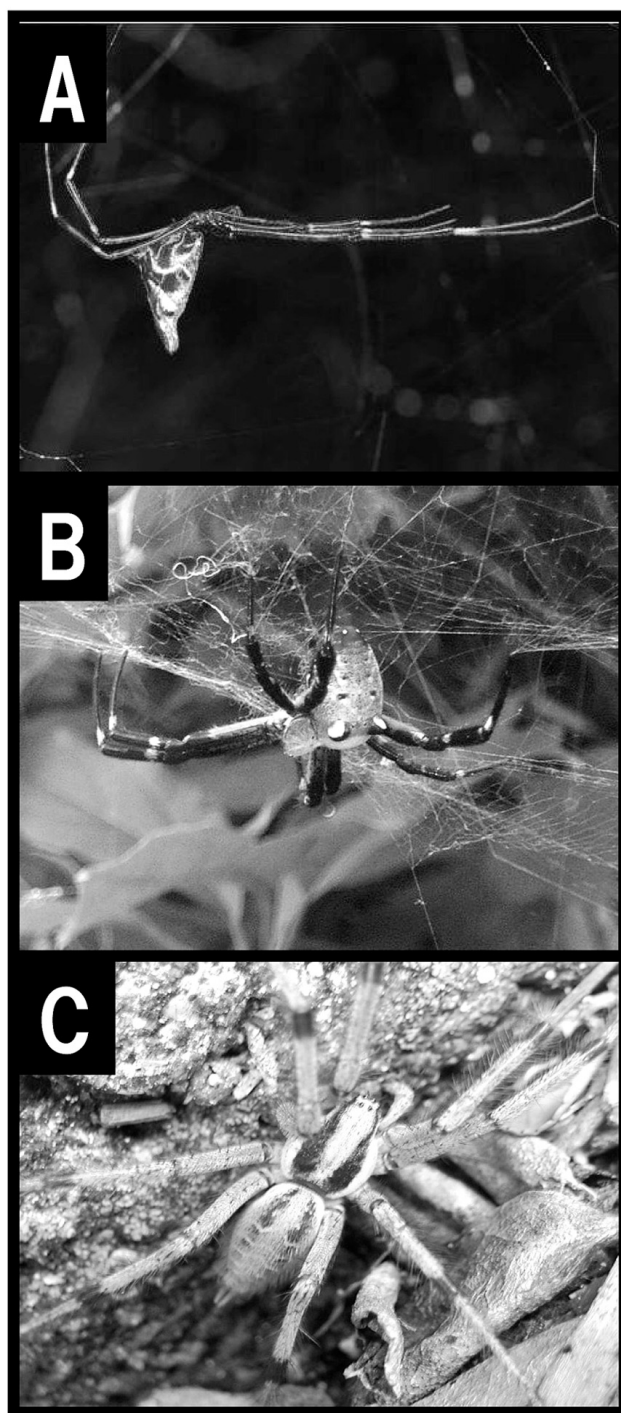
図 2 チリイソウロウグモ（A）とその宿主であるスズミグモ（B）とクサグモ（C）．
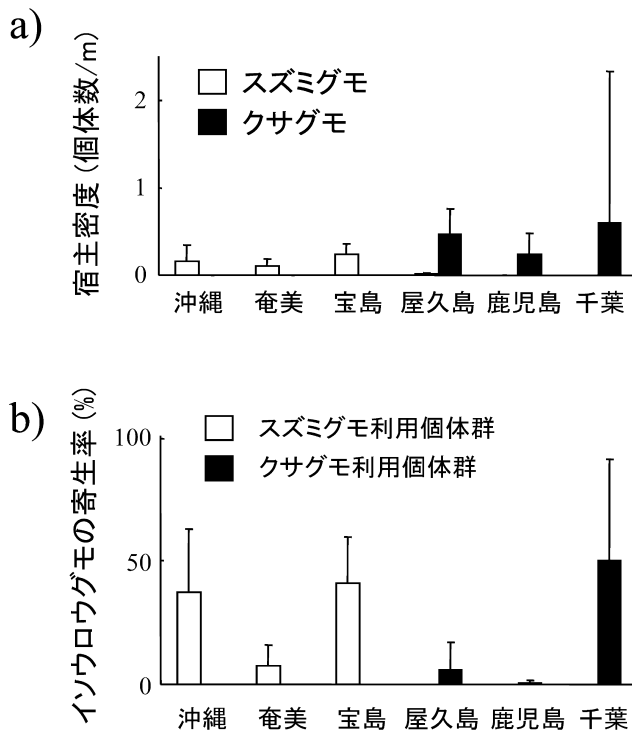
図 3 宿主密度（a）とチリイソウロウグモの寄生率（b）（平均値＋標準偏差）．屋久島―宝島間を境に宿主密度と宿主利用が大きく変化した（Baba & Miyashita 2005 を改変）．

また不規則に糸が張り巡らされた「迷網」も，クサグモの方がスズミグモよりも糸密度が高いため（馬場 2008），チリイソウロウグモの網上での歩行を困難にし，餌盗み成功率を低下させると考えられます．このように，クサグモの網を利用するチリイソウロウグモ個体群では「宿主の網にかかる餌量」(図 1②）と「餌盗み行動」(図 1⑥）への影響を通じて，餌獲得量が著しく制限され，餌盗みに関わる形質に強い自然選択がかかる可能性があります．

この一連の可能性を検証するため，まず宿主利用の異なるチリイソウロウグモ個体群間で餌獲得量とそれに影響する要因を比較しました．次に餌盗みに関わる形質が個体群間で分化している可能性を検証するため，個体群間で餌盗みに関わる形質の変異を明らかにし，その変異が遺伝的変異かどうかを室内飼育実験により明らかにしました．最後にこの形質変異が宿主網内での餌盗み成功を高めるかどうかを明らかにするため，室内にて宿主交替実験を行い，各個体群の宿主網内における採餌成功率の比較を行いました．

宿主の形質がチリイソウロウグモの餌獲得量に与える影響

クサグモの網構造がチリイソウロウグモの餌獲得量を制限するという仮説を検証するために，千葉県の房総半島のクサグモ利用個体群と奄美大島のスズミグモ利用個体群を対象に，チリイソウロウグモの総餌獲得量とそれに影響を及ぼす要因を野外調査により比較しました．その結果，クサグモ利用個体群はスズミグモ利用個体群よりも捕獲できる餌サイズが小さく，それを反映して，餌獲得量もクサグモ利用個体群で低下することがわかりました（図 5, Baba et al. 2007).「宿主の網にかかる餌サイズ」は地域間で違いがなかったため，この餌サイズの違いは「餌盗み行動」の違いが関係していると考えられました．図 6 は野外におけるチリイソウロウグモの餌盗み行動の内訳を示したものですが，スズミグモ利用個体群では，宿主と一緒に餌を食べたり，宿主にラッピングされた餌を盗むなど，宿主が捕獲した大型の餌を利用できるのに対して，クサグモ利用個体群では宿主が無視した小さな餌を盗む行動しかみられませんでした．この餌盗み行動の違いは，宿主網内における隠れ家の存在の有無が関わっていると考えられます．すなわち，スズミグモは隠れ家をもたず捕らえた獲物を網に吊るすため，チリイソウロウグモは大型の獲物に容易にアクセスできます．一方，クサグモは隠れ家の中で食事をするため，チリイソウロウグモは宿主が捕獲した獲物を盗むのが困難だと考えられます．このことから，クサグモの網内における隠れ家の存在はチリイソウロウグモの餌盗み行動のレパートリーを，宿主が無視した小さな餌を盗む行動のみに制約し，餌捕獲量を減少させると考えられました．

個体群による相対脚長の違い

クサグモの網内では餌獲得量がスズミグモ網内に比べて著しく制限されていることから，クサグモ利用個体群では餌獲得量を高めるよう餌盗みに関わる形質により強い選択圧が働いている可能性があります．この可能性を検討するため，餌盗みに関わる形質である相対脚長に注目しました．相対脚長とは体サイズの影響を排した脚長のことであり，捕獲可能な餌サイズの上限を決定したり（Murakami 1983），歩行能力（Moya-lalano et al. 2008）に関連した機能をもちます．全国各地からチリイソウロウグモの成体を採集し，体サイズと脚長を計測したところ，スズミグモ利用個体群はクサグモ利用個体群に比べ体サイズが大きく（馬場・宮下 2008）かつ相対脚長も長いことが分りました（図 7，馬場 2008)．また，同一条件下で飼育しても，スズミグモ利用個体群の方がクサグモ利用個体群よりも体サイズが大きく相対脚長も長くなることから，これらの形態の変異は遺伝的変異と考えられました．

これらの体サイズと相対脚長の変異はどのように生じたのでしょうか？イソウロウグモ類はもともと熱帯起源と考えられるため，熱帯地方から温帯地方への分布拡大に伴いチリイソウロウグモの宿主利用はスズミグモからクサグモへと変化したと推測されます．そのため，チリイソウロウグモは宿主利用の変化に伴い餌獲得量が減少し，その結果，成体サイズと相対脚長の縮小が起こったと考えられます．
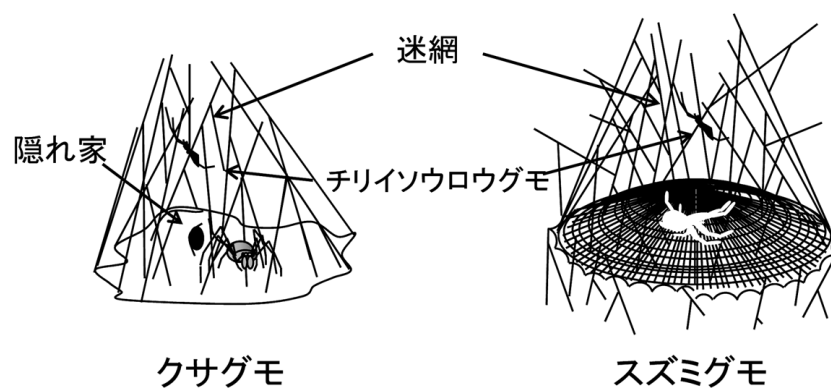
図 4 宿主間の網構造の違い．クサグモは筒状の隠れ家をもつのに対して，スズミグモは隠れ家をもたない．
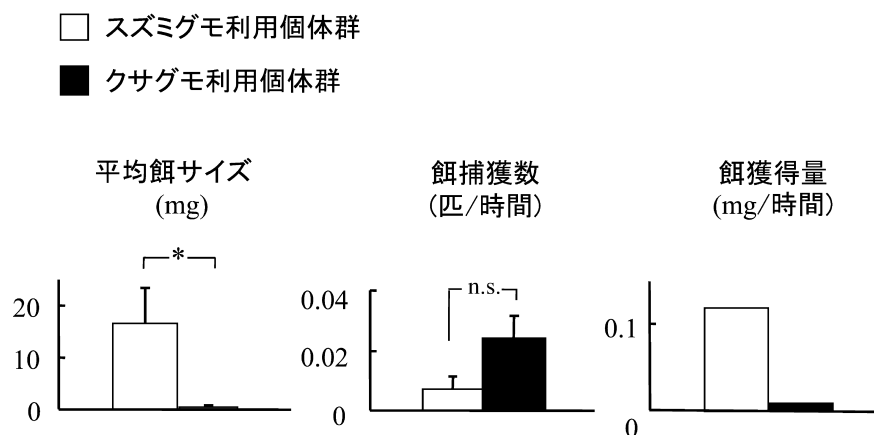
図 5 チリイソウロウグモの個体群間における餌サイズ，餌捕獲数，餌捕獲量の違い（Baba et al. 2007 を改変）．スズミグモ利用個体群の方がクサグモ利用個体群に比べて餌サイズは有意に大きかった．餌の捕獲数に有意な差はみられなかった．
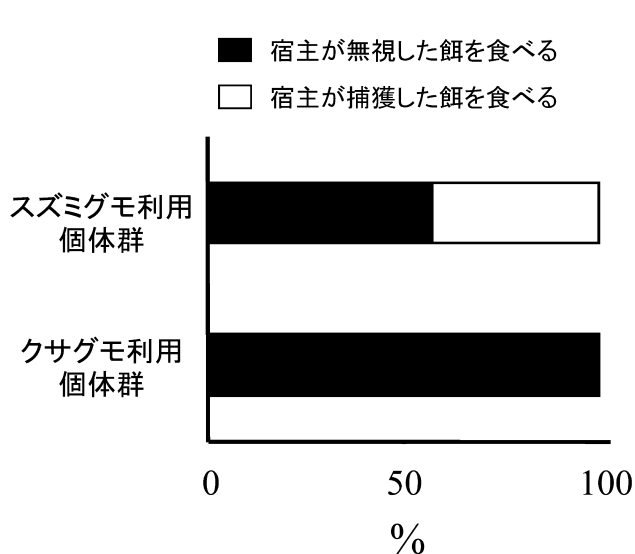
図 6 両個体群におけるチリイソウロウグモの餌盗み行動の内訳．スズミグモ利用個体群は宿主が捕獲した餌も利用するのに対して，クサグモ利用個体群は宿主が気づかない餌のみを盗む．
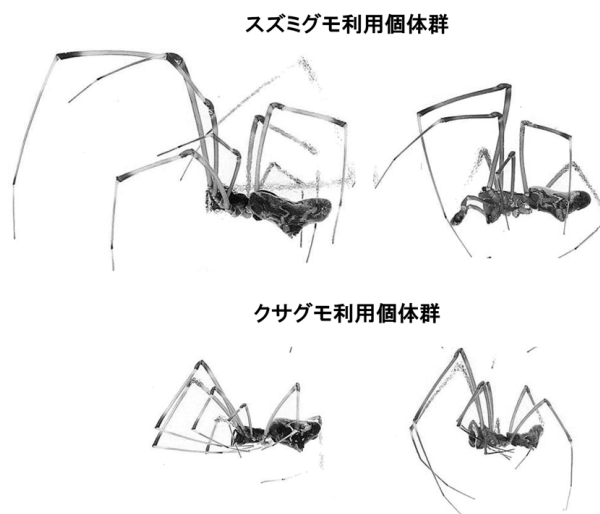
図 7 個体群間におけるチリイソウロウグモの形態の違い．上段がスズミグモ利用個体群で下段がクサグモ利用個体群，右がオス成体で左がメス成体である．スズミグモ利用個体群はクサグモ利用個体群よりも体サイズが大きく，相対的に脚が長い．
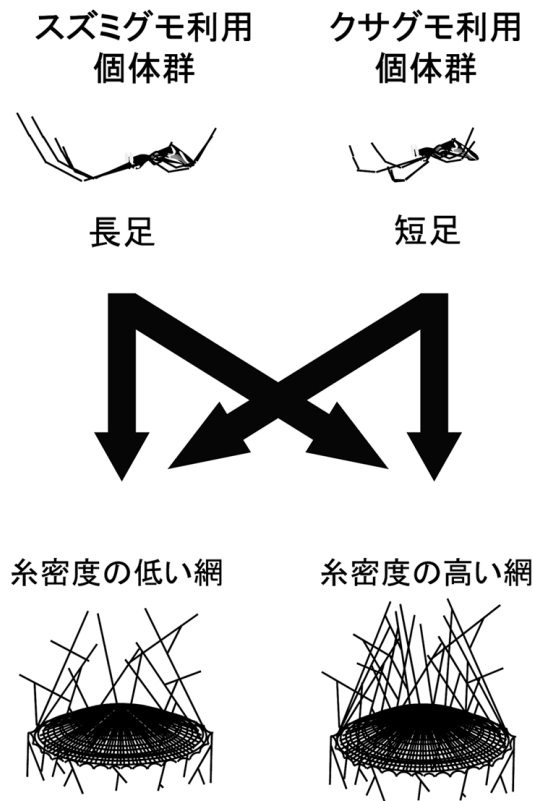
図 8　チリイソウロウグモの歩行速度を比較するための実験デザイン．糸密度を人為的に操作したクモの網に，体サイズが同じで，脚長のみが異なるチリイソウロウグモを導入し，歩行速度を測定した．

成体サイズが小さくなった理由として，クサグモ利用個体群はスズミグモ利用個体群より少ない餌環境で生活史を全うしなければならないため，少ない餌量で成熟できるように生活史が変化し，結果として体サイズが小さくなった可能性が考えられます．一方，相対脚長が短くなった理由ですが，これは二通りの解釈が考えられます．一つはクサグモ利用個体群では餌獲得量が少ないため，脚に十分な資源を投資することができずに短くなったという可能性です．もう一つは餌盗み成功を高めるための適応的な変異である可能性です．すなわち，クサグモの網内では採餌の機会が著しく制限されているため，餌盗み成功を高めるために短い相対脚長が進化したという可能性です．これら二つの可能性のうち，後者については室内実験で詳しく調べてみました．

相対脚長の変異の適応的意義

チリイソウロウグモはクサグモの網内では宿主の捕獲した餌を利用できないため，宿主が気づくよりも早く餌に到達できるよう歩行能力に自然選択が働いている可能性があります．短い脚は糸にかかりにくく，なおかつ小回りもきくため，クサグモ利用個体群の短い脚長は糸密度の高い複雑なクサグモの迷網を歩くのに適しているかもしれません．そこで図 8 のように，スズミグモの網を模した糸密度の低い網に，脚長の異なる個体群由来のチリイソウロウグモを導入したところ，個体群間で歩行速度の違いはみられませんでしたが，クサグモの網を模した糸密度の高い網では，脚の長い個体の歩行速度が著しく低下し，脚の短い個体群が長い個体群よりも速く歩行できることがわかりました（馬場 2008）．この結果は，短い脚が長い足に比べて糸にかかりにくいという性質を反映していると考えられました．この歩行速度の違いがクサグモ網内での餌盗み成功にどの程度影響するのかを，コンピューターシミュレーションしてみたところ，脚の短い個体は，脚の長い個体に比べて餌捕獲成功率が約 10%高く，総量で 1.5 倍以上多くの餌量を獲得できることが分かりました（馬場 2008）．

以上の結果から，クサグモ利用個体群の脚が短いのは宿主の網構造に対する適応的な変異であると考えられました．この結論をより強めるためには，「短い脚長は資源の投資量の減少によるもの」という代替仮説を検証する調査も必要です。一方，スズミグモの糸密度を模した網上では歩行速度に違いがみられなかったため，スズミグモ利用個体群の脚が長いことは，スズミグモの網上での歩行にとって有利でも不利でもないことが分かりました．脚長は歩行以外にも餌捕獲能力や餌の振動を感知するなど，様々な機能にも関わることから，長い脚は歩行速度以外に何らかのメリットがあるかもしれません．例えば，スズミグモの網内ではチリイソウロウグモは大型の餌を利用していることから，それらをラッピングしたり持ち運ぶうえで，長い脚が役に立つ可能性があります．そのため，脚長進化の仕組みを理解するためには，その多面的な機能に注目することも必要です．

おわりに

本研究では，宿主利用の異なるチリイソウロウグモ個体群間で餌盗みに関わる形質が分化していることを明らかにしました．その仕組みとして，1）宿主の網形質と採餌行動がチリイソウロウグモの餌盗み行動のレパートリーに影響し，餌獲得量に影響を及ぼしていること，2）クサグモの網では餌獲得量が著しく制限されているため，それを改善するために歩行速度や相対脚長に強い自然選択がはたらくことが明らかになりました．本論文では，一部の餌盗みに関わる形質のみに注目しましたが，イソウロウグモが餌獲得量を高くするための手段はそれだけに限定されません．私が興味を持っているのは，宿主の形質がイソウロウグモ類の採餌行動のレパートリーやその使い分けに及ぼす影響です．一般的に，イソウロウグモ類は餌盗みのみならず，宿主と一緒に餌を食べたり，糸を食べるなど複数の採餌戦術をもっており，それらを状況に応じて使い分けます．一

方で，これらの採餌行動を適切な状況で使用しなければ宿主から捕食されてしまう危険性があります．そのため，採餌行動のレパートリーや使い分けの意志決定ルール自体も宿主の形質からの影響を強く受ける可能性があります．これはイソウロウグモが宿主の行動や位置をどのように把握し，それを基にどのように行動するかという感覚器や認知を介した宿主適応であると考えられ，興味深い問題です．チリイソウロウグモの個体群間では採餌行動のレパートリーに違いがみられましたが，この違いは宿主適応による遺伝的な違いを反映しているのでしょうか？この問いは宿主の交替実験により検証できるため，今後取り組みたい課題です．

イソウロウグモ類は基本的な生態が不明な種が多く，また飼育方法も確立されていないため，宿主適応の仕組みを調べる上で扱いにくい一面もあります．しかし，他の宿主―寄生者系にはないユニークな特徴をもっています．一つは，宿主が造る「網」という構造物が寄生者の形質分化に寄与する点です．寄生者の形質分化を促す選択圧の担い手として，これまで宿主の形態的・生理的特徴などが注目されてきましたが，宿主の作る物理的構造物が寄生者の形質分化をもたらす例は知られていませんでした．もう一つは，寄生者が餌盗み行動を介して宿主から餌資源を搾取する点です．外部寄生者や内部寄生者の多くは，宿主のつくる防衛物質や免疫系を打ち破ることにより資源を搾取するなど，物質レベルで宿主に適応しています．一方，イソウロウグモ類は，餌盗み行動という目に見える形で宿主と相互作用しているため，行動観察を通じてその巧妙な宿主適応の秘密に迫ることができます．イソウロウグモ類の多様化の仕組みはまだベールに包まれていますが，多くの人が関心を持ち，その仕組みの解明に取り組んでくれることを願っています．

謝　辞

本研究成果をまとめるにあたって，東京大学・農学生命科学研究科准教授の宮下直先生には研究計画から，論文の作成の指導に至るまで全面的にお世話になりました．東京大学・生物多様性科学研究室の皆様にはゼミや日常での議論を通じて，有益なアドバイスをいただきました．本稿を作成するにあたって，帯広畜産大学・畜産生命科学研究部門助教の高田まゆらさんからは有益なコメントをいただきました．末筆ながら深く御礼申し上げます．

引用文献

Baba, Y. G. & Miyashita, T. 2005. Geographic host change in the kleptoparasitic spider *Argyrodes kumadai* associated with distribution of two host species. Acta Arachnol., 54: 75–76.

Baba. Y. G., Walters, R. J. & Miyashita, T. 2007. Host-dependent differences in prey acquisition of kleptoparasitic spiders *Argyrodes kumadai*. Ecol. Entomol., 32: 38–44.

馬場友希・宮下　直 2008．盗み寄生者チリイソウロウグモにおける成体サイズと生活環の地理的変異．Acta Arachnol., 57: 51–54.

馬場友希 2008．盗み寄生者チリイソウロウグモの宿主適応に基づく形質分化機構の解明．博士論文（東京大学）．

Hénaut, Y., Delme, J., Legal, L. & Williams, T. 2005. Host selection by a kleptobiotic spider. Naturwissenschaften, 92: 95–99.

Lubin, Y. D. 1980. The predatory behavior of *Cyrtophora*（Araneae: Araneidae）. J. Arachnol., 8: 159–185.

Miyashita, T., Maezono,Y. & Shimazaki, A. 2004. Silk feeding as an alternative foraging tactic in a kleptoparasitic spider under seasonally changing environments. J. Zool. Lond., 262: 1–5.

Moya-Lalano, J., Vinkovic, D., Mas, E. D., Corcobado, G. & Moreno, E. 2008. Morphological evolution of spiders predicted by pendulum mechanics. Plos One, 3: e1841.

Murakami, Y. 1983. Factors determining the prey size of the orb-web spider, *Argiope amoena*（L. Koch）（Argiopidae）. Oecologia, 57: 72–77.

大河内哲二 1969．イソウロウグモ．Kishidaia, 9: 1–2.

新海　明 2007．イソウロウグモ類のホスト一覧．Kishidaia, 91: 21–33.

Tanaka, K. 1984. Rate of predation by a kleptoparasitic spider, *Argyrodes fissifrons*, upon a large host spider, *Agelena limbata*. J. Arachnol., 12: 363–367.

Tso, I. M. & Severinghaus, L. L. 1998. Silk stealing by *Argyrodes lanyuensis*（Araneae: Theridiidae）: a unique form of kleptoparasitism. Anim. Behav., 56: 219–225.

Whitehouse, M. E. A. 1997. The benefits of stealing from a predator: foraging rates, predation risk, and intraspecific aggression in the kleptoparasitic spider *Argyrodes antipodiana*. Behav. Ecol., 8: 663–667.

Whitehouse, M., Agnarsson, I., Miyashita, T., Smith, D., Cangialosi, K., Masumoto, T. et al. 2002. *Argyrodes*: phylogeny, sociality and interspecific interactions — a report on the Argyrodes symposium, Badplaas 2001. J. Arachnol., 30: 238–245.

Windsor, DA, 1998. Most of the species on earth are parasites. Int. J. Parasitol., 28: 1939–1941.

Received November 4, 2009 / Accepted November 19, 2009

[Review] Host-associated trait differentiation in the kleptoparasitic spider Argyrodes kumadai (Araneae: Theridiidae). by Yuki Baba